Beitrag zur Kenntnis des Verhaltens von *Lithophaga lithophaga* (L.) (Bivalvia) im Bohrloch*

Von K. H. KLEEMANN**

Mit 4 Abbildungen und 1 Tabelle

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 29. November 1973 durch das w. M. Wilhelm Kühnelt)

Einleitung

Die Ätzmuschel, *Lithophaga lithophaga*, auch Meerdattel genannt, gehört in die Familie der Mytilidae. Sie ist als solche mit Byssus ausgerüstet. YONGE (1955) wertet dieses Merkmal und die langgestreckte Form als präadaptiv für die endolithische Lebensweise.

Die Feststellung von KÜHNELT (1930), die Entstehung der Bohrlöcher sei ein Spezialfall der bei den Mollusken weit verbreiteten Schalenresorptionsvorgänge auf Grund spezifischen Verhaltens und Präadaption, gilt heute mehr denn je: „Für die Bearbeitung des Gesteins, durch willkürliche Auflösung des Kalkes in direkter Berührung zwischen Mantelepithel und Substrat, kommen der vordere mittlere Mantellappen, der freie Mantelrand in seiner ganzen Ausdehnung und die Außenwand der Siphonen in Betracht.“

Die Arbeiten von YONGE (1955), HODGKIN (1962), JACCARINI et al. (1968) und KLEEMANN (1973) haben sie bestätigt und weichen nur in Teilfragen voneinander ab.

YONGE (1955) vertritt allerdings die Auffassung, es seien die verschmolzenen Mantelränder des inneren Lappens (bei *L. plumula*), die am Vorderende zwischen den Schalen vorgestreckt werden können und der saure Schleim der vorderen Drüse, welche die Verlängerung des Bohrloches bewirken. Der Durchmesser werde

* Herrn Univ. Prof. Dr. W. KÜHNELT, in Würdigung seiner Bohrmuschelstudien, gewidmet.

** Dr. Karl Kleemann, I. Zoologisches Institut, Lehrkanzel für Meeresbiologie, Währinger Straße 17/VI, A-1090 Wien, Österreich.

wahrscheinlich von der hinteren Drüse erweitert, Schalenbewegungen sollen teilweise gelösten Kalk abtragen, der über die Mantelhöhle auf Wimperbahnen entfernt wird, und die Bohrlochwände glatt halten. Bis zu diesem Ausmaß, aber nicht mehr, gibt es eine mechanische Komponente.

TURNER & BOSS (1962) zitieren diese Stelle etwas frei, wodurch eine Sinnverschiebung in der Aussage entsteht, die richtig zu stellen ist. „Das Bohrloch werde durch Nachlassen der Adduktoren und kraftvolles Öffnen der Schalen, auf Grund des starken Ligaments, erweitert.“

YONGE kommt somit auf die schon ausführlich von KÜHNELT widerlegte Auffassung CARAZZI‘S (1892) zurück.

HODGKIN (1962) weist darauf hin, es sei unbekannt, ob die Lösung des Kalkes durch Abgabe von saurem Schleim oder durch komplexere Aktivität im Mantelgewebe verursacht wird, wie etwa durch Ionenaustausch zwischen Mantelepithel und Kalkstein. Der chemische Vorgang sei erwiesen, weil erstens im Experiment nur die Kalke Vertiefungen der vorgegebenen Löcher aufzeigten, nicht aber die Tone, und zweitens, weil eine am Drehen und mechanischer Tätigkeit verhinderte *L. plumula kelseyi* eine eigentümliche bilateralsymmetrische Vertiefung hervorrief, die nur von dem vorgestreckten Mantelgewebe verursacht sein konnte.

JACCARINI et al. (1968) kamen zu folgendem Ergebnis: Die Manteldrüsen von *L. lithophaga* sezernieren keine Säure; der p_H des Sekrets beträgt etwa 6,5. Histochemische Versuche deuten auf ein neutrales Mucoprotein mit calciumbindender Fähigkeit (Komplexbildung).

KLEEMANN (1973) liefert mit elektronenoptischen Bildern der Bohrlöcher im Vergleich mit den Gesteinsbruchflächen eindeutige Beweise für die chemische Bohrweise im Sinne der genannten Hypothese.

Methode

Die Freilandbeobachtungen wurden in Rovinj, Jugoslawien (Abb. 1 in KLEEMANN, 1973), durchgeführt. Im Labor setzte ich Muscheln von 50—65 mm Länge (eine von 23 mm), in seitlicher Lage in 170 mm lange und 18,5 mm weite (bzw. 70:8,5 mm) Glastuben ein; die Schalenenden mit den Öffnungen der Glastuben in gleicher Höhe. In zwei Versuchen wurden die Lageveränderungen aufgezeichnet. Der erste dauerte 40 plus 29 Tage und betraf 7 Muscheln, der zweite 53 Tage und 6 Tiere. Die Kontrollen wurden

anfangs mehrmals täglich, später nur alle paar Tage durchgeführt, da die Aktivität der Tiere stark abnahm. Sie wurden in Glasküvetten in künstlichem Seewasser von 38‰ Salzgehalt und 18°C (±1°C) gehalten. Die Küvetten wurden belüftet und von der Rückseite belichtet, während die übrigen Flächen abgedeckt und nur an der Front- und Deckscheibe Beobachtungsschlitze freigelassen waren. Die Glastuben zeigten mit den Öffnungen zur Frontscheibe, um die Drehungen und Aktivitätsphasen der Muscheln beobachten zu können. Durch die Schlitze in der Deckscheibe wurden die Längsbewegungen abgelesen und festgestellt, wie weit die Siphonen ausgestreckt waren. Verschiedene Beobachtungen hinsichtlich der Wahrnehmung und Reaktion auf Reize, insbesondere Schattenreaktionen, wurden vermerkt.

Andere ~30 mm große Muscheln wurden im Freiland und Labor in präparierten Steinen (HODGKIN, 1962) eingesetzt.

Ergebnisse

Die Beobachtung der Tiere in den Glastuben brachte mich zu der gleichen Überzeugung, die KÜHNELT (1930) äußerte. Demnach ist es der vordere mittlere Mantellappen, der um die Schalenvorderränder und an das Bohrlochende angelegt wird. Der vordere innere Mantellappen jeder Seite bildet hingegen durch Aneinanderlagerung den willkürlichen Schluß zur Mantelhöhle, die sonst als offene Spalte für den aktiven Wasseraustausch und die resultierende Filtrationsleistung weit geringere Wirkung erzielte. Wie bei HODGKIN (1962) wurde ein bilateralsymmetrisches Ätzbild im Kalk festgestellt, wenn die Muscheln keine Drehungen im Bohrloch durchführen konnten.

Die Bohrlochöffnungen

Die Muschel, *L. lithophaga*, bildet charakteristische hantelförmige Bohrlochöffnungen (CARAZZI, 1892). Mir fiel ihre horizontale Ausrichtung auf (Abb. 1), die nur im überhängenden Bereich und in Rollblöcken, die rundum befallen sind, fehlt (Abb. 2). Der Grund liegt in der bevorzugten seitlichen Lage der Muscheln und der damit zusammenhängenden Stellung der Siphonen. Sie werden dicht an die Bohrlochwand angelegt und bewirken die allmähliche charakteristische Erweiterung (KÜHNELT, 1930). Die Muscheln wechseln häufig die Seite, aber nicht die eigentliche seitliche Lagebeziehung auf längere Zeit. HODGKIN (1962, p. 127) spricht von Anzeichen, daß die Muschel in der Natur keine Lage

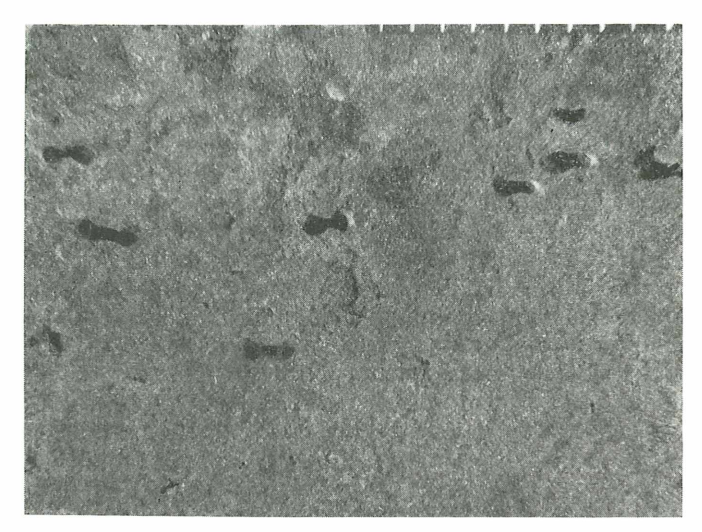


Abb. 1. Hantelförmige Bohrlochöffnungen von *Lithophaga lithophaga* horizontal ausgerichtet. Die an die Wand der Öffnungen angelegten Siphonen in einigen Fällen deutlich sichtbar. (Steiles Declivium 0,5 m tief, Maßstab in cm.)



Abb. 2. Im überhängenden Bereich (Höhlendach in 1 m Tiefe) keine Ausrichtung der Bohrlochöffnungen von *L. lithophaga* (vgl. Abb. 1). (Maßstab in cm.)

bevorzuge. Ich konnte keine Bevorzugung von rechter oder linker Schalenhälfte (und damit einen Trend zur Ausbildung einer physiologischen Unterseite) erkennen. Auch die häufigen einseitigen Schaleninkrustationen sprechen für eine bevorzugte seitliche Lage; ergaben in obigem Zusammenhang aber auch keine Signifikanz. Da im überhängenden Bereich, z. B. Höhlendächern, gleichfalls die typische Hantelform gegeben ist, darf geschlossen werden, auch hier werde eine „seitliche" Lage erkoren und Drehungen um 180° herrschten vor (Tabelle 1) bzw. die Endabschnitte der aus-

Tabelle 1. Laborversuch, in dem die Lithophagen in Glastuben beobachtet wurden.

Muschelnummer	I	II	III	IV	V	VI*	1	2 2'	3	4	5	6	7
Vor- und Rückwärtsbewegungen (in mm)	99	359	94	50	47	226	291	87	25	143	184	370	472
Drehbewegungen (in 180°-Einheiten)	2	7—8	1—2	1	1	2—7	7	6	1	2	3	8—9	12
Versuchsdauer (in Tagen)	53	53	53	53	53	53	69	40 29	69	69	69	69	69

* Die einzige kleine Lithophaga (23:7,4:6 mm); sie war am Ende des Versuches, wie auch Nr. I, aus der Glastube geklettert (näheres im Text).

gestreckten sehr dehnbaren Siphonen müßten davon nicht betroffen sein (KÜHNELT, 1930, p. 68), sondern könnten kompensierende Gegentorsionen ausführen. Die Muscheln in den Glastuben, die vergleichsweise zu weite und kreisrunde Öffnungen angeboten bekamen, zeigten in dem Bestreben, die Siphonen der Wand anzulegen, jedenfalls die verschiedensten Siphonstellungen, einschließlich Drehungen um etwa 90°.

Die Bewegungsweise der Muscheln im Bohrloch (bzgl. Muskulatur u. a. anatomische Fragen siehe LIST, 1902).

Im allgemeinen haben Muscheln einen Kriechfuß. Die Lithophagen können ihn bis über Schalenlänge fingerförmig ausstrecken. Zumindest sah ich es bei Tieren bis 30 mm Größe. An der Spitze des Fußes, genauer an deren Hinterseite, liegt eine Falte, die als

Saugscheibe fungiert und mit welcher er sich anhält, um die Schale nachzuziehen. Er kommt ventralmedian zwischen den aneinandergelegten Mantel-Innen-Rändern hervor. Für Drehungen zwängt er sich, dorsad umbiegend, keilförmig zwischen Schale und Bohrlochwand. Die Muschel erleichtert diese Bestrebungen durch mehrfaches halbes Schließen und Öffnen der Schalen. An geeigneter Stelle verbreitert sich die Fußspitze durch flaches Anpressen der sich öffnenden Falte und saugt sich fest. Durch Kontraktion des *M. retractor pedis*, der an ihr ansetzt, wird die Muschel nachgezogen. Der Vorgang kann sich wiederholen, bis die Muschel eine neue Lage gewählt hat. Im Labor konnte ich nicht selten beobachten, wie sie dabei in die Ausgangslage zurückkehrte.

Für Drehbewegungen über 45° wird der alte Byssus gelöst und später durch neuen ersetzt. Vor- und Rückwärtsbewegungen sind, je nach Muschelgröße, bis zu mehreren Zentimetern am Byssus möglich (Hodgkin, 1962, p. 126). Dabei kontrahiert sich jeweils nur der *M. retractor byssus posterior* oder *anterior*, während sich der *M. r. b. anterior* oder *posterior* dehnt.

Die Beweglichkeit der Muscheln ist verhältnismäßig groß, jedoch auf das Lochinnere beschränkt. Juvenile Muscheln können manchmal „frei“ werden, wenn sie etwa einen anderen Gang kreuzen, indem sie nach vorne das Substrat durchbrechen. Bis

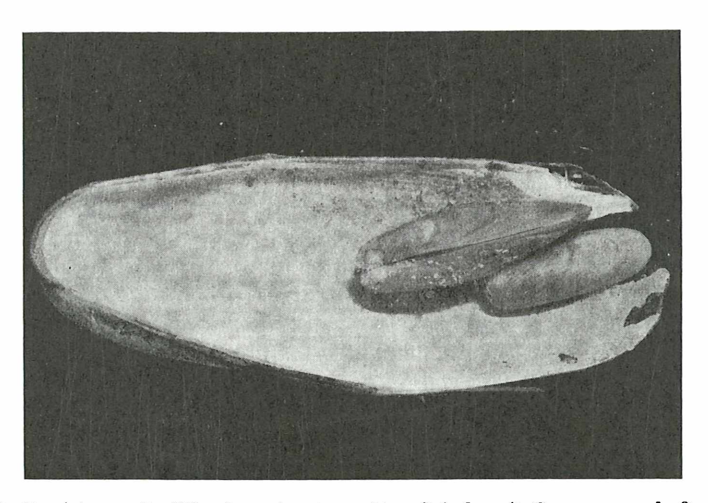


Abb. 3. Zwei junge *L. lithophaga* in einer alten Schale mit Byssus angeheftet und deutliche Ätzspuren hinterlassend. Ein Nachweis des gelegentlichen „Frei“-Werdens und der Übernahme alter Bohrlöcher (siehe Text). Bildbreite ~6 cm.

zu einer Länge von 20 mm sind sie — nach Laborbeobachtungen an frei gehaltenen Tieren — wendig und leicht genug, selbst senkrecht nach oben zu klettern. Dieses akrobatische Verhalten erscheint unter Freilandbedingungen, in den speziellen angeführten Fällen, sinnvoll anwendbar zu sein, indem die Tiere eine neue und günstigere Lage zu finden trachten. Einmal sah ich gleich zwei junge Lithophagen, die ein großes Bohrloch übernommen und sich in der alten Schale, deutliche Ätzspuren hinterlassend, mit Byssus angeheftet hatten (Abb. 3). Größere Muscheln sind durch Gewicht und Länge insbesondere in Richtungsänderungen behindert. Durchbrechen sie das Substrat mit dem Vorderende, so halten sie oft mit dem Längenwachstum inne und werden nur noch etwas dicker. KÜHNELT (1930, p. 63) „Die Größe erwachsener Individuen ist in hohem Grade von Standortsfaktoren abhängig." Dieser Satz trifft auch im Mikromilieu zu. Es entsteht das typische gestauchte Erscheinungsbild „stenomorpher" (BARTSCH, 1923) Muscheln. Meistens sind solche Exemplare auf der Oberseite inkrustiert. Das weist darauf hin, daß sie in ihrem Zustand verharren und versuchen, ohne weiteres Bohren und Längenwachstum ihr Auslangen zu finden.

Daß Muscheln ihre Löcher rückwärts verlassen, wie es im Labor gelegentlich vorkam, ist im Freiland „nicht vorgesehen", denn die Öffnungen sind normalerweise zu eng. Ungeschützt sind sie ferner eine leichte Beute für viele Räuber. Manchmal sind die Öffnungen jedoch stark korrodiert, und die Möglichkeit zum Herausklettern besteht. Sie wird besser nicht wahrgenommen. Innerhalb der Löcher sind die Muscheln nur für spezialisierte Räuber zugänglich, wie dem Eisseestern, *Marthasterias glacialis*. Er stülpt seinen Magen durch die enge Öffnung in das Bohrloch und über die Muschel. Auf seine Mahlzeit muß er warten, bis die Muschel ermattet ihre Schalen öffnet. Das kann Stunden bis Tage dauern. Möglicherweise sind zu diesem Verhalten noch andere Seesterne in der Lage. Die Muscheln bleiben daher soweit wie möglich im Loch. Sie sind durch den meist starken Aufwuchs, der sich in der Zwischenzeit entwickelt hat, getarnt (Abb. 4). Er nimmt als latente Gefahr mit dem Maß der Verwitterung der Öffnungen zu und kann, ganz die Oberhand gewinnend, sie regelrecht ersticken und verhungern lassen.

Verschiedene Beobachtungen

Die Bewegungsweisen beinhalten neben Lageveränderungen oft das bloße Öffnen und Schließen der Schalen, Umhertasten des Fußes, Bewegungen der Siphonen und des Mantelrandes. Das

feinmaschige dichte Nervennetz der Siphonen (LIST, 1902, p. 196f) macht sie sehr empfindlich, insbesondere gegenüber Lichtabnahme und Berührung. KÜHNELT (1930, p. 67) gibt neben Beschattung auch Temperaturveränderungen als auslösenden Reiz an. Die Muscheln schließen auf äußere Störungen ruckartig. Je nach der Intensität des Reizes bleiben sie länger oder kürzer geschlossen, aber meist nur für Minuten. Im Wiederholungsfalle kann es länger dauern, bis sich die Schalen zunächst nur zu einem engen Spalt öffnen. Sofern keine widrigen Einflüsse registriert werden, wird er

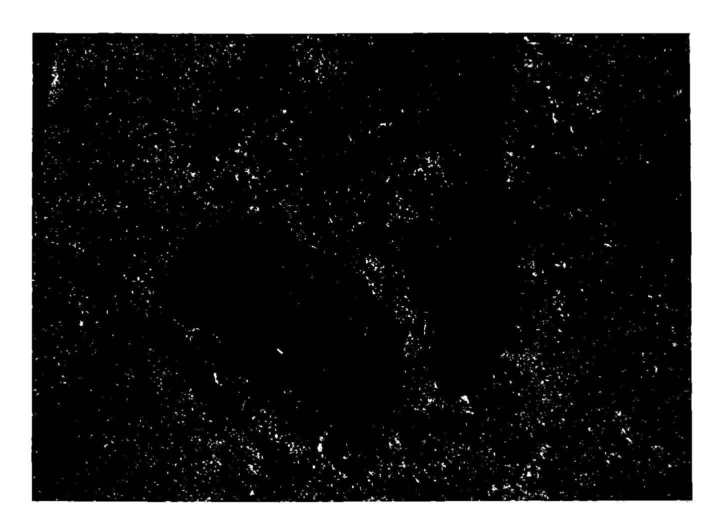


Abb. 4. Bewuchs auf Lithophagen. Linkes Individuum von krustierenden Kalkalgen und sedentären Polychaeten, rechtes Individuum sogar von einer Seescheide, *Microcosmus* sp. etc. besiedelt (SW-Reproduktion von einem Farbdia). Bildbreite ~12 cm.

langsam erweitert. Es muß aber keine Summationswirkung des Reizes auftreten. Es kann auch der Schwellenwert durch Gewöhnung erhöht werden. Dann bleibt die Muschel bei Reizen offen, die sie beim ersten Mal mit Schalenschluß beantwortet.

Eine in ihrer Ursache besondere Reizschwellenerhöhung konnte bei Individuen beobachtet werden, die von *Polydora* sp. befallen waren. Diese Bohrwürmer dringen am Hinterende in die Schale ein und haben lange geißelförmige Tentakel, die in schlagender Bewegung den Nahrungserwerb besorgen und der Ventilation

dienen (HERTWECK, 1971, p. 460). Die häufige feine Berührung mit den ausgestreckten Siphonen der Muschel läßt diese auf verschiedene Reize erst bei vergleichsweise höherer Intensität antworten. Durch 1—2maliges festes Zuklappen und resultierenden scharfen Wasserstrahl werden Feinsediment und Detritus im Schleim als Pseudofaeces einige Zentimeter weit fortgespült. Regelmäßig öffneten die Tiere gleich darauf wieder ihre Schalen und streckten die Siphonen aus.

Die Beobachtung (KÜHNELT, 1930; YONGE, 1955), daß Muscheln mit dem Einziehen der Siphonen sich gleichzeitig auch vom Bohrende zurückziehen, konnte nicht als Regel bestätigt werden. Sie würde voraussetzen, daß die Byssusretraktoren mit denen der Siphonen in einem Reflexboden gekoppelt sind. Zunächst hängt die Reaktion der Muschel, wie schon betont, von der Reizstärke ab, ob sie nur die Siphonen zurückzieht oder auch die Schalen schließt und sich schließlich noch fest am Byssus heranzieht. Für die Reizaufnahme kommt neben den Siphonen auch der ausgestreckte Fuß in Betracht. Er reagiert zwar nicht auf Beschattung, jedoch sehr empfindlich auf verschiedene Berührungsreize. Er ist sicherlich ein ausgezeichnetes Tastorgan; abgesehen von seiner Bewegungsfunktion. Ferner wird neben der Ausgangslage der Muschel die Anheftungsstelle ausschlaggebend sein, in welcher Position sie nach einer Störung anzutreffen ist. So werden z. B. Tiere in hinterster Lage, das ist vom Kopfende entfernt (vgl. HODGKIN, 1962, Textfig. 2), sich auf einen entsprechenden Reiz ins Lochinnere zurückziehen und weiter vorn zu finden sein.

Aus äußeren Ursachen, wahrscheinlich auch aus inneren, können die Muscheln stunden- und tagelang geschlossen bleiben. Im Freiland trifft es vor allem auf den Gezeitenbereich zu, doch können auch Sediment und Aufwuchs bei fast völlig geschlossenen Schalen lange ertragen werden. Allerdings, wie beim Überfall durch den Eisseestern, *Marthasterias glacialis*, ist der Erfolg zweifelhaft und mehr von aufschiebender Wirkung. Im Falle von kurzfristigeren Schwankungen von Außenfaktoren, wie etwa der Salinität (im Gezeitenbereich), anorganischer Trübe und Verschmutzung im allgemeinen, die sich ungünstig auf die Tiere auswirken würden, ist die Bedeutung klar ersichtlich, welche der längerfristige Schalenschluß ermöglicht. Jedenfalls haben sie sich im Labor als sehr zäh erwiesen.

Die vorliegende Arbeit wurde vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützt (Antrag Nr. 1338).

Zusammenfassung

Die von KÜHNELT (1930) aufgestellte Hypothese über den Bohrvorgang wird durch neuere Arbeiten bestätigt. Einige Abweichungen in Teilfragen werden diskutiert.

Die Bohrlochöffnungen sind im allgemeinen horizontal ausgerichtet. Die Muscheln nehmen im Bohrloch meist eine seitliche Lage ein, ohne rechte oder linke Schale zu bevorzugen. Ihre Bewegungsweise wird im Labor studiert, wobei Glastuben die Löcher simulieren. Bei Lageveränderungen wird zwischen Translation und Rotation unterschieden. Für Drehungen über 45° wird der alte Byssus gelöst. Vor- und Rückwärtsbewegungen sind in weitem Maße am Byssus möglich.

Unter gewissen Voraussetzungen können junge Muscheln „frei" werden und alte Bohrlöcher übernehmen; ältere Muscheln hingegen nehmen „stenomorphen" Charakter an.

Reizschwellenerhöhung bei von *Polydora* sp. befallenen Tieren.

Marthasterias glacialis (Eisseestern) ist ein spezialisierter Räuber von Lithophagen.

Literatur

BARTSCH, P.: Stenomorph, a new term in taxonomy. Science (New York), (n. s.) *57*, 330 (1923) (fide Turner, 1955).

CARAZZI, D.: La perforazione delle rocce calcaree per opera dei datteri (*Lithodomus dactylus*, CUV.). Atti. Soc. Ligust. sci. nat. *3* (4), 279—297 (1892).

HERTWECK, G.: *Polydora ciliata* auf lebenden Herzmuscheln. Natur und Museum *101* (11), 458—466 (1971).

HODGKIN, N. M.: Limestone boring by the mytilid Lithophaga. Veliger *4* (3), 123—129 (1962).

JACCARINI, V., BANNISTER, W. H., MICALLEF, H.: The pallial glands and rock boring in *Lithophaga lithophaga* (Lamellibranchia, Mytilidae). J. Zool. (Lond.) *154*, 397—401 (1968).

KLEEMANN, K. H.: Der Gesteinsabbau durch Ätzmuscheln an Kalkküsten. Oecologia (Berl.) *13*, 377—395 (1973).

KÜHNELT, W.: Bohrmuschelstudien. I. Paläobiologica *3*, 53—91 (1930).

LIST, T.: Die Mytiliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora Golf von Neapel, Monogr. *27*, 312 pp. (1902).

TURNER, R. D.: The family Pholadidae in the western Atlantic and the eastern Pacific. II. Martesiinae, Jouannetiinae and Xylophaginae. Johnsonia *3*, 65—160 (1955).

TURNER, R. D., BOSS, K. J.: The genus Lithophaga in the Western Atlantic. Johnsonia *4*, 81—116 (1962).

YONGE, C. M.: Adaptions to rock boring in Botula and Lithophaga (Lamellibranchia, Mytilidae) with a discussion on the evolution of this habit. Quart. J. micr. Sci. *96*, 383—410 (1955).